

〔論文〕

霊長類の社会構造における多様性が意味すること¹⁾

木村光伸

名古屋学院大学国際文化学部

要 旨

ホエザル属の社会生態研究を通して霊長類の種分化を考える手がかりを得るために、1976年より中南米各地で野外調査を続けてきた。その結果、ホエザル属の種間の共通性と種特異性の理解、いわば同属内の多様性の問題に行きつき、種と種の進化を考えるために情報を収集しつつ、進化の思考方法を構築することがようやく可能となりつつある。とはいうものの、自然を明晰にかつ分析的に見ることは決して容易なことではなく、科学としての自然史理解の道筋として、歴史的に進化史を読み解くと同時に、思想として自然に立ち向かう必要性に迫られた。今西錦司によれば、それは科学からの撤退なのであるけれど、私はどこまでも科学の一方法としてそれに立ち向かいたいのである。今回はグアテマラのティカル国立公園の自然と向き合いながら、霊長類の進化の問題の一隅に迫りたい。

キーワード：広鼻猿類、ホエザル属、社会構造、ティカル国立公園、社会進化

Inter-specific diversity in social structures among primate species

Koshin KIMURA

Faculty of Intercultural Studies
Nagoya Gakuin University

1) 本論文の資料及び論考は2019年度名古屋学院大学研究助成の補助を受けた研究成果の一部である。

発行日 2020年1月31日

1. 思いついたことなど

ヒトを含む分類群である霊長類は、他の生物分類群と比較しても特有の機構的变化を歴史的に経過することにより、多様な形態的变化とともに、社会性の多様化の道歩んできた。そのプロセスを考えると、外的環境と自己（霊長類の個々の種）の主體的で有機的な相互関係を想定することが、最も霊長類の進化をわかりやすくする。しかしこのような考え方は、ともすれば獲得形質の遺伝として検証なしに否定されてきた概念とも相通ずるところがあって、ラマルクの観念論として葬られてしまうであろうし、おそらく現代科学には受け入れる余地すらない。一方、近年の分子遺伝学等が教えるところに従えば、生物細胞には外的環境にさらされることによって、容易に変化する、あるいは初期化される可能性が潜在し、現代の生物科学はその点において先端的な進化観を誘導しつつある（たとえば、Springer et al., 2012など）。ところが、私たちは、しばしばそのような科学的発展の技術的あるいは応用的側面や医療における有用性にとらわれるばかりで、生命論の改革・再構築としての役割からは目をそらせがちである。すでに先の論考（木村, 2018a）で私たちは、主としてニホンザル *Macaca fuscata* の集団の研究から明らかになりつつある「社会性」と「個性性」の関係や、そこから推測できる「社会性」と「共同性」の意味論的關係性についての議論を進めてきた。今回の議論では、その理論的な側面からの補足として、生物科学を物理学と化学の要素に単純に還元するだけでなく、その生物体を構築している全体としての展開論理や、それを成し遂げてきた進化の長大な時間と種の主體的変化を「種」の概念で再考察するために、その具体的な事例研究としてホエザル属 Genus *Alouatta* を取り扱うことにする。とくに、2019年6月にグアテマラ Guatemala の世界自然文化遺産であるティカル国立公園 Parque Nacional Tical で短期観察したグアテマラクロホエザル *Alouatta pigra* の知見も加えて議論してみようと思う。

2. すでに議論してきたことから再出発しよう

2-1. 変異を見ることと変化を知ること

チャールズ・ダーウィン Charles Darwin は主著『種の起源』(Darwin, 1859) の中で「生物がもとの種から限りなく遠ざかっていく」という現象を種の分化すなわち新種の形成と捉えた。そのようなことが起こるプロセスとして彼は生物界における多産・過剰繁殖、種の個体に存在する変異、それらを前提として生起する生存競争という概念とその具体的な方法としての自然選択を考えたのである。つまり、現在私たちが進化と呼んでいるそのような方法によって生物の存在の様態、とりわけ形態と行動が変化する根本的な要因として種を構成する生物個体のもつ変異性 variation ということに注目したのであった。ダーウィンはこのような現象が生起することを家畜種や栽培植物種の人為的な品種改良という行為との関連において理解していた。ということはそのような選別行為を行う主体を明確にすることが必要であったのであるが、自然界においてはそのようなものの存在を認めることができなかった。「神の手がそれをなされたのである」ということがもっとも簡単に彼の主張を人々に認めさせる必要かつ十分な条件であるようにも見えるが、それは当時の思想から見て妥当なことではない。

なぜなら誤謬のない神の手によって個別に創造された種が改良しなければならないような不完全な存在ではあり得なかったからである。現存する生物種が完成されたものであるのか否かということについては、キリスト教的な自然観においては議論の余地がない。それは聖書の冒頭（創世記第1章）にはっきりと明記されていることによる。ではどうしてダーウィンは自然界において種が変化する存在であるという確信をもったのであろうか。通説によれば、彼の青年期の経験すなわちビーグル号による足かけ5年にわたる航海の大部分を占めた南米およびガラパゴス諸島での自然との出会いが、ダーウィンのその後を決定したといわれる。ダーウィンは自然を「見る」ことによって、自然のあり方についての新しい概念を構築したといっただろう。

ところで、「見る」という行為にはさまざまな理解が付きまとっている。「われわれは物それ自体を見ており、世界はわれわれの見ている当のものである」という前提なしに一般化された信念に対して、「もしそれを命題や言表に明確に表現しようとすれば、つまりわれわれとは何であり、見るとは何であり、物とか世界とは何であるかを自問してみるならば、われわれはさまざまな難問や、矛盾の迷宮に入り込むことになるのだ」という理由を付して反論したのはメルロ・ポンティであった（Merleau-Ponty, 1964）。それはすなわち、「世界はわれわれが見ているものではあるが、しかし同時に、われわれは世界の見方を学ばなければならないのだ」（Merleau-Ponty, 1964）ということなのではあるけれど、私たちはその内容を、あたかも哲学という特定分野の特殊な概念として理解したふりをして無視してきたのではないだろうか。にもかかわらず、科学的思考の世界にあっては、より精緻な観察あるいはそのための方法の開発を通して、自然それ自体を物として明確に表現できるという観念が科学方法論の基底に横たわり、ほとんどの科学者がそのこと自体には何ら疑問を抱かずに、物の詳細をさらに微細に覗き込むことによって、科学的事実として物の理解が進むと考えてきたのであった。それを還元主義という。特に自然科学にあっては、観察という行為を精緻化することによって、世界をより忠実に記述できるという前提が、理論化を推し進めてきたのである。これは生理主義的な還元主義だといえることができるが、このような説明をもってわかったような気になることもまた、あたかも還元主義そのものが科学の方法として不適當であると表明しているように聞こえるかもしれない。だが、問題は還元主義の良し悪しを論議することではなく、どうすれば「事実を見る」という行為を通して「自然を理解する」ことが出来るだろうか、ということではないのか。霊長類の野外調査を通して自然とヒトのあり方を考察してきた私にとっては、この問題は根源的であると同時に、研究手法・学術論文の構成法にとどまらず、研究者としての自然への向き合い方の問題でもあったのだ。

2-2. 社会性は個性の発露である

先の論考（木村, 2018a）をもう一度読み返してみよう。そこでは、ニホンザルの観察（ニホンザルを見る）から「個性」の個体発生に関する基本的な考え方を提示した。まさに「見ること」から何が学べるのかということを実践することを示そうとしたのであった。それは過去40年近くにならなかって私自身が考え続けてきたことの要点をまとめたものでもあったが、そこからは、ニホンザルの「個性」が社会の中で個体が置かれた状況を反映していることと同時に、それは何も多くの個体に取り囲まれて仕込まなければならないというものではないことなどを主張したものであった。私たちは「社

会性」という言葉を字義どおりに解釈するあまり、サルの「個性性」の発達においても、他の個体とどれくらい接触するかという「頻度」で、その成否を理解しようとしてきた。しかし、初期の行動学（Lorenz流のEthology）などが示唆してきたところを思い出せば、行動の発現にはそれに先行する経験の「頻度」などは必ずしも必須の条件とはならない（Davies, N.B. et al, 1981; 木村, 1982）のであり、その原理はここでも通用するようだ。不可欠なのは、前提の状況を少なくとも（何度か）獲得することで、その限られた経験を通して個体は次の社会的ステップへと進むことが出来るのだ。要するに社会的な場における経験を積む（たくさん積めばよいということではないが）ということなのである。ニホンザルが一定数以上の個体をもって群れという社会集団を構成しているという事実は、そのことを保障するものであることに他ならない。もちろん、前回の論考で事例にあげた高崎山のサルのこども（先の論文の事例では、母親から離れて、少なくとも餌場では誰にも相手にされていない）であっても、「（高崎山のように）大きな集団の中で、孤立することなどありようもないから、必要十分な経験が彼らの社会性を保障しているに違いない（図1参照）」と私は見做した。「それ以上に大切な条件は、個体が個体として生きるということであって、あえて言えば、サルにだって「ego」のようなものを認めてもよいのではないか。多くの時間を個体として意図的に生きる者こそ、社会性に満ちた存在となるのだ（木村, 2018a）」と私は考えていたのである。

2-3. 社会性と共同性

前節の考え方を敷衍すれば、人間社会における「共同性」であっても個体の他者認知を前提とすることは明白である。それでは霊長類全体を考えた場合にはどうだろうか。先の論考では霊長類の「社会性」に関して以下のように記述しておいた（木村, 2018a）。



図1 ニホンザルのこどもが社会性を獲得する社会的な場としての群れ

霊長類の社会構造における多様性が意味すること

霊長類全般を考えてみても、単独生活者である原猿類などをも含めて、おそらくすべてのサル類には他者認知の能力がある。この場合には、それは自己認知能力でもあるだろう。自己を確立するということを、私たちは何やらとてつもなく高度な行為のように考えがちだが、それは動物に備わった本質であり、しかし、霊長類にはとくに他者との社会的な関係において、そのことが重要視されるのである。それは霊長類の集団の作られ方に関係することなのだろう。サルを研究する研究者の大半は、社会というものを個体の相互的な関係の全体として捉えている。それは誤ってはいないのだが、本当にここで問題となるのは相互的とは何かということなのかも知れない。(木村, 2018a)

相互的な関係は、そこに関係する個体間のやり取りによって見る事が出来る。しかし果たして関係はどのように見え、またどのように記述可能なのであろうか。ここで関係の可視性という難問に突き当たる。

3. 「見ることの実践」としての霊長類調査

私は1975年度の第3次日本モンキーセンター南米調査隊の後継隊として1976年度に組織された調査活動の一員として初めてコロンビアを訪問(木村, 1977; Izawa et al, 1979)して以来、22度の広鼻猿類現地調査に係わって研究を進めてきた(木村, 2012a, b)。その主たるフィールドはコロンビア中部メタ県 Departamento de Meta, Colombiaの西部に位置するマカレナ山塊 Sierra de la Macarenaの西側地域、現在ではティニグア国立自然公園 Parque Nacional Natural Tinigua (図2)

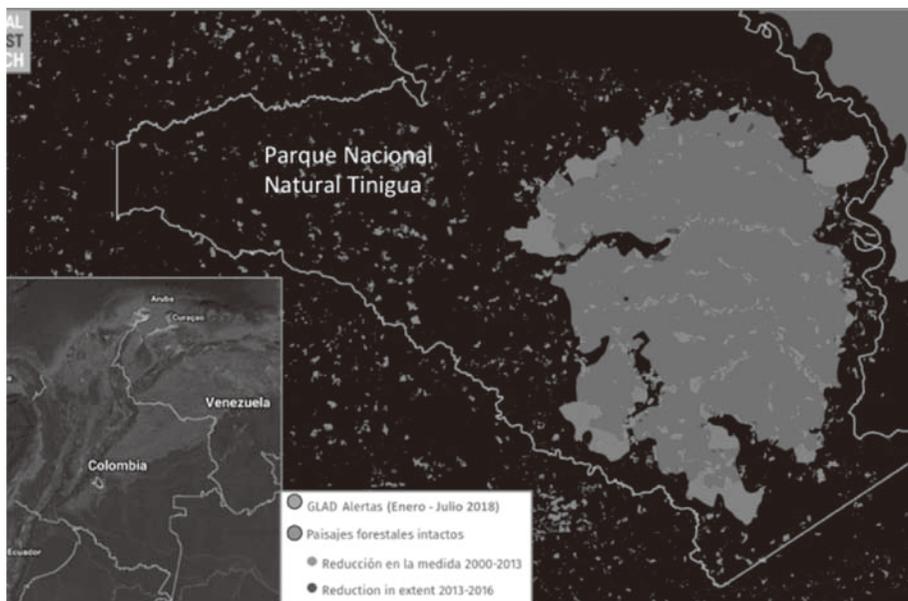


図2 マカレナ調査地があったティニグア国立自然公園

として保護されているドゥダ川 Rio Dudaの右岸に位置する熱帯森林である（木村, 2012a, b; Mejia, 1995）。ドゥダ川はグァジャベロ川 Rio Guayaberoの支流で、その下流はグァビアレ川 Rio Guaviare水系となり、オリノコ川 Rio Orinocoの最上流部を占有する河川域である。ただしマカレナ地域を下降するグァジャベロ川はその右岸以遠はすでにアマゾン川 Rio Amazonの北部森林地帯と連続しており、マカレナ地域西部の生物相にはアマゾンの要素が大きく混在しており、とりわけ霊長類の分布は連続的に展開している（Univ. Nacional de Colombia, 1989; 木村, 2005; Nishimura et al, 1995）とあってよいだろう。そのような理由で、私たちはマカレナの調査地を、アマゾンを代表する地域の一つ、として取り上げてきた（木村, 1993, 2005; Kimura et al, 1994; Mejia, 1995; Nishimura et al, 1995）。

そのマカレナ調査地（図3, 4）で、私は主としてフサオマキザル *Cebus apella*（木村, 1977, 1991, 1994b; Kimura, 1989）、ケナガクモザル *Ateles belzebuth*（木村, 2000a, 2000b）、アカホエザル *Alouatta seniculus*（Kimura, 1992, 1997, 1999; Yumoto et al., 1999）の3種を対象として個体識別法に基づいた直接観察で彼らの社会生態を見つけてきた。とくにアカホエザルに関しては隣接する2群を他の研究者たちが調査（Izawa, 1997, 1999; Izawa, K. and M.H. Lozano, 1991, 1994; Students of Universidad de los Andes, personal comm. など）し、またそれ以外にも私の観察対象であったMN-2群の西側に遊動域を持つ1群についても私自身が随時観察してきたので、群間関係や地域個体群全体の動態、オス個体の群れ間の移動などの情報も確実に集積されてきた。そういう背景をもってマカレナのアカホエザルの社会生態は見つめられてきた（木村, 2018b）。さらに、私自身は、1987年にパナマ Panamáのバロ・コロラド島 Barro Colorado Islandにおいてスミソニアン熱帯研究所客員研究員（Visiting scientist, Smithsonian Tropical Research Institute）として6か月間滞在して、マントホエザルの集中的な生態調査にも従事してきた（木村, 1994a）ので、生息分布の連続する同属2



図3 調査初期のマカレナ調査地での生活（1976-77）



図4 調査地とドゥダ川 Rio Duda

種の生態を比較するための資料を得ることが出来たのである。そういう事情を踏まえて、私はブラジル Brazil のパンタナル Pantanal でクロホエザル *Alouatta caraya* の短期調査を行ない、さらに2010年にはメキシコ Mexico およびグアテマラ Guatemala において、グアテマラクロホエザル *Alouatta pigra* の観察を実施した（木村，2011，2018b）。ここまでの私は同属内の社会行動や社会構成あるいはその結果もしくは原因としての社会構造の差異を生活の必要上生じた多様性と考えて納得してきた。だが、それらは気まぐれの多様性などではなく、社会関係確立の基礎となるべき環境と主体としての個々の生物種との交渉過程の結果そのものであったのだ。

2019年度のグアテマラ・ティカル国立公園における観察調査は、以上の私自身の歴史的背景の上で企図されたもので、グアテマラクロホエザルの少なくとも1グループ全体を見通せるような観察がしたいという動機によって実施された。詳細は後に記す。

4. *Alouatta pigra* の分類学的位置と生態学を中心とした先行研究

グアテマラクロホエザルの生態学的調査は多くの研究者によって行われてきたが、いずれも短報的成果であり、いくつかの調査地において、群れの個体数と構成、個体密度などが報告されているが、種社会の全容を明らかにするところまでは至っていない。今回私の考え方を整理するためにその文献の大半を閲覧する機会を得たので、最近のものから過去に遡って例示しておく（Calixto-Perez et al., 2018；Tricone, 2018；Serio-Silva, et al., 2015；Vitazkova and Wade, 2012；Vidal-Garcia and Serio-Silva, 2011；木村，2011；Van Belle et al., 2010；Baumgarten and Williamson, 2007；Pozo-Montuy and Serio-Silva, 2007；Pavelka and Houston, 2004；Estrada et al., 2004, 2002a, 2002b；Knopff, et al., 2004；Ostro, 2001, 1999；Horwich, 1986, 1983；Horwich and Gebhand, 1983；Bolin, 1981 など）。

そもそも中南米に生息する霊長類（広鼻猿類，新世界ザルと総称される）は，少なくとも4000万年以前にアフリカから渡ってきたと推測されている（たとえば De Queiroz, 2014）が，その詳細は不明のまま今日に至っている。私の主たる対象であるアカホエザルの直系の祖先については，瀬戸口らがマカレナ調査地と東アンデスを隔てた西側の乾燥地帯で関連すると思われる化石 *Startonia* を発見し，おそらく1000万年以前からその形態学的特徴には大きな変化がないと推測している（瀬戸口ら，1981；瀬戸口，1983）。そのような古生物学的事実から見ると，ホエザル属 Genus *Alouatta* に属する複数種のサル類は，一つの祖先型から適応放散という過程を経て現在の異所的分布を示すようになったと考えられる。メキシコ南部からアルゼンチン北部に至る広範な熱帯森林を生息の場として，最近の研究（表1）によれば3グループ10種に分類されているホエザル属はそれぞれの種を空間的に重複させることなく，種ごとの分布域が確定している（Groves, C., 2001, 2005）。このような分布の様態になるにあたって，どれくらいの時間が必要であったのかということについても，何も詳らかにしていない。また，分布を隔てている物理的な，あるいは生態学的なバリアも不明であるのだが，それら10種は連続的に種分化を繰り返してきた異所的種として理解すればよいのであろうか。さらに付け加えれば，広鼻猿類の多く，とりわけオマキザル科のサルたちでは，ホエザル属と同様に，クモザル亜科 *Atelinae* のクモザル属 *Ateles* もウーリーモンキー属 *Lagothrix* も，オマキザル亜科 *Cebinae* のオマキザル属 *Cebus* も，上記の新世界ザル分布域内において，それぞれに連続的に種分化を重ねて連続的な異所的種としてそれぞれ広域に存在しているのである。ここで大切なことはそれぞれが展開している異所的種分布の間には同じ質のバリア（同一の隔離要因）を認めることが出来ないということに加えて，それぞれの亜科，属が同様の理由による分化を起こしてきたということについての説明が見当たらないということである。生物はそのように不可解な種分化を繰り返しているのであろうか。

そのような種分化について，これまで学史上は「進化は繰り返さない」「進化パターンの1回性」（Gould, 1989）というように考えられてきたのである。霊長類の種分化においても，環境との複雑な関係性の中で，それぞれの時期にそれぞれの事情によって特殊な種分化が繰り返されてきた結果として現生種（あるいは過去に絶滅した多くの種も含めて）の多様性が実現しているのだと理解してきた。ところが，すでに1970年初頭には Stan A. Rand (1932–2005) らが，カリブ海の離島に生息するアノールトカゲ類 *Anolis spp.* の種分化に関する実証的調査研究から，条件によっては同様の種分化が容易に繰り返されるという事実を報告しており，すでに理論化されている（Rand, 1964, 1967；Rand and Williams, 1970 ほか）。そういう意味において進化（種分化）は，それが偶然の歴史的な過程であるとしても，同様なことが繰り返される可能性もあるのだ（Losos, 2017）。この点は，進化という視点から現生種の分布を考える際には極めて重要なのではないかと，私は考えるのである。

Rand は，私がスミソニアン熱帯研究所の客員研究員だったときにシニアの研究者として研究所の中心的指導者のひとりであり，私の調査報告を熱心に聞いてくれた爬虫類・両生類学者であった（図5）。私が予想するホエザル属の種分化のプロセスについての仮説と私自身の生態観察という調査手法との間に横たわる，一見脈絡のない関係性についても，理解を示そうとしてくれた数少ない支援者であった。その時には，彼が学生のころから種分化の直接的資料を観察していたなどということも知らず，夜になると懐中電灯と録音機をぶら下げて湿地帯をうろつき，カエル類のコミュニケーションの

表1 クモザル科 Atelidae : ホエザル, クモザル, ウーリーモンキー

ホエザル亜科 Alouattinae

ホエザル属 *Alouatta*

マントホエザル・グループ

Alouatta coibensis コイバホエザル en:Coiba Island Howler

Alouatta palliata マントホエザル en:Mantled Howler

Alouatta pigra メキシコクロホエザル en:Guatemalan Howler

アカホエザル・グループ

Alouatta belzebul アカテホエザル en:Red-handed Howler

Alouatta guariba カッシュクホエザル en:Brown Howler

Alouatta macconnelli en:Guyanan Red Howler

Alouatta nigerrima en:Amazon Black Howler

Alouatta sara en:Bolivian Red Howler

Alouatta seniculus アカホエザル en:Venezuelan Red Howler

クロホエザル・グループ

Alouatta caraya クロホエザル en:Black Howler

クモザル亜科 Atelinae

クモザル属 *Ateles*

Ateles paniscus クロクモザル en:Red-faced Spider Monkey

Ateles belzebuth ケナガクモザル en:Long-haired Spider Monkey

Ateles chamek en:Black-faced Spider Monkey

Ateles hybridus en:Brown Spider Monkey

Ateles marginatus en:White-cheeked Spider Monkey

Ateles fusciceps ブラウンクモザル en:Black-headed Spider Monkey

Ateles geoffroyi ジェフロイクモザル en:Geoffroy's Spider Monkey

ウーリークモザル属 *Brachyteles*

Brachyteles arachnoides ウーリークモザル (ムリキ) en:Southern Muriqui

Brachyteles hypoxanthus en:Northern Muriqui

ウーリーモンキー属 *Lagothrix*

Lagothrix lagotricha フンボルトウーリーモンキー en:Brown Woolly Monkey

Lagothrix cana en:Gray Woolly Monkey

Lagothrix lugens en:Colombian Woolly Monkey

Lagothrix poeppigii en:Silvery Woolly Monkey

Oreonax 属

Oreonax flavicauda ヘンディーウーリーモンキー en:Yellow-tailed Woolly Monkey

この分類表はGrovesが2001年から推敲を重ねてきたもの (Groves, 2001 など) であるが、最終的には2005年の論文で最終的に取りまとめられた。私にはやや小さな差異に拘泥する過剰な分類であるようにも思えるし、生態学的にはそこまで区分することの意義は乏しいように見えるが、昨今の遺伝子決定論的思考が浸透している生物学の世界としては、この分類に従う他はない。元表はGroves, Colin. 2005. *Mammal Species of the World*, 3rd edition, in Wilson, D. E., and Reeder, D. M. (eds), Johns Hopkins University Press, 148-152. ISBN 0-801-88221-4. によるものである。



図5 両生類のコミュニケーションを研究中の Dr. Stan A. Rand (Smithsonian Tropical Research Institute, Panama) と、彼の恩師 Prof. Arnest Williams (Harvard Univ. 名誉教授)。

Smithsonian Institution Archives より引用、転載。

研究をしている風変わりな初老の愛らしい先生だと思っていた。しかし、私の調査に対する厳しく、的確な彼の指摘は、ホエザルの種分化を知りたいがゆえに生態観察をしているという一点において私を承認してくれていることを言外に含んでおり、ホエザルの社会行動の研究自体に否定的であった Milton (1977, 1982) らの対応によって研究所の中で孤立していた私にとっては暖かい励ましとなっていた。彼が私の研究態度に関心を寄せてくれたのは、おそらく彼自身がトカゲ類の種分化(彼が見たのはカリブ海のそれぞれの島に複数のアノールトカゲの同属種が同様の同所的分布構造を持って存在しているということであった)を、孤立した複数の島で自らの目で「見た」ことで理論化出来たという彼の学問態度に因っている。そしてそのような知見から、それが単なる平行進化などではなくて「進化の繰り返し」なのだということを、彼の師である A. Williams が理論化して示したのである (Losos, 2017)。最近になってこの事実を知ったことで、私はようやく Gould の呪縛から解放された。進化は気まぐれだけれど、条件さえ整えば、同じ道を何度も繰り返すことだってあり得るのだ。さて、問題は広大で果てのないように見える熱帯雨林の中に、そのような条件を満たす何かがあるのかということである。岩だらけの「孤立」した島嶼群とはわけが違う難問であるかもしれない。

広鼻猿類の分布の特徴は、各々の属に含まれる種が、それぞれ固有の分布様式を示し、いくつかの属の種が定型的な一つの分布群(パターン化された群集)を形成してはいないという点にある。この問題については私もマカレナの7種のサル類の分布問題としてすでに考察したことがある(木村, 2005)。マカレナに生息している7種のサルたちは、それぞれが同属間で固有の異所的分布をしていることの直接的な影響によってマカレナに分布している。それぞれが個々の理由によってマカレナにいたのであって、異なった属にあるものの種間関係が影響しているのではない。もっとも夜行性のヨザル *Aotus trivirgatus* と昼行性でペア型社会を持つダスキーティティ *Callicebus moloch* の2種は、生

活帯が昼夜に分かれ、かつ近縁種でもないにもかかわらず、どうやら同所的には生息できないようである（木村，2005）。その理由は詳らかではないのだが、前者がある程度定まった棲み処としての巢穴を持つことや後者が比較的小さな遊動域しか持たず、生活場所の競合が両者にとっては採食や安定した空間距離の保持にとって不都合なのではないかと推測される。このような例外的な事象を除けば、多数の同属種を持つような広鼻猿類の分布については、概ね属内の種分化と分布域の分離が、属内の問題として生起しているように見える。したがってマカレナの7種のサルたちは、それぞれの属の事情においてその場に生息しているのであって、それぞれが他の属とは別個に種分化を遂げてきた者たちの末裔なのである。ここでも「進化（種分化）は、それが偶然の歴史的な過程であるとしても、同様なことが繰り返され」ているのだといえるだろう。

5. Tikal, Guatemalaの研究上の重要性

さて2018年の論文で私は、私自身の研究生活の締めくくりの一つとしてアカホエザル *Alouatta seniculus* の生態特徴と、同属他種の社会構造・社会構成とを比較し、またホエザル属 Genus *Alouatta* の社会の特性をオスの生活史の視点を中心に論じた（木村，2018b）。そこでは、アカホエザルを含むホエザル属のすべての種で、群れの個体数には生息地域を越えての種ごとの共通性があることが示唆された。たとえばアカホエザルでは群れの個体数が10頭から14頭で群れとしての社会的安定が確保されており、それよりも個体数が少ない場合には群れが不安定になってオス個体の移出・移入が多くなると同時にあかんぼうに対するInfanticideが増加する。この知見はCrockett（1997）の報告とも一致するものである。極端な場合には群れ内の個体数に大きな減少が認められたり、遊動域の中に他の群れや小さなtemporary groupが出現したりすることもある（Izawa, 1999）。マカレナで伊澤紘生 K. Izawaが観察していたMN-1 groupは、その後消失したと考えられている。そのように小さな個体数の群れは不安定であるが、他方、大きな群れの場合には、群れ自体の分裂が生じることもある。マカレナ調査地ではMN-4群がそれに相当する（木村，2018b；Students of Universidad de los Andes, personal comm.）。群れの個体数が極端に大きいと考えられていたパナマのパロ・コロラド島のマントホエザル *Alouatta palliata* の場合も、私の調査から、複数の群れが集合したものとして理解することで、ほぼ解決が得られている（木村，1994）。

そうすると、従来からもっと小さな集団ではないかと思われてきたグアテマラクロホエザル *Alouatta pigra* の場合にはどうなのか、ということを知る必要が出てくる。そういう目的をもって私も2010年にメキシコ・ユカタン地方とグアテマラ北部の森林地帯を探したのであるが、十分な成果を上げることが出来ずにいた（木村，2011）。短期の日程で確実に野生のホエザルに出会うということは相当に困難なことであるが、情報によれば、グアテマラのティカル国立公園近傍では頻繁にホエザルに遭遇できるという可能性があった。ティカルは9世紀以前のマヤ文明の中心的遺跡であり、遺跡を含む広大な地域の森林が、世界遺産として指定され、その周辺地域の自然を含めて遺跡の発掘現場を除けば手つかずのままに国立公園として保全されているということであった。さらに遺跡を見学を訪れる見学者がホエザルやクモザル、あるいはノドジロオマキザルに出会うことも稀ではないとい

う情報も得られた。そのような条件下で、すでに1970年代には *Alouatta pigra* の予察が実施されていた (Schlichte, 1978)。私は集中的にホエザルが観察できるという点に期待をかけて、今回の調査地をティカルに絞って調査を実施したのである。

6. 2019年度調査の概要と結果

今回の調査で最も意味のある成果は2019年6月21日夜から24日未明までの連続観察であった。21日にティカルの調査地に到着し、キャビンを確認して翌日からの調査戦術を検討していた私は、23時55分に初めてティカルに生息するホエザルの Vocal battle あるいは long distance call すなわち howling (吠え声) を耳にして調査をスタートさせた。この声はその後22日0時25分まで聞こえていたが、その際にはその声の発信場所が私の位置から見て北東、北、西北西の3か所あり、少なくとも調査キャビンの周囲に3群のホエザルがいたことになる。さらに3時55分から4時10分にかけてキャビンの南西から、また4時58分から5時3分まで再び南西から howling を聞いて、現場を押さえるためにまだ夜の明けない森に入っていった。5時50分に吠え声の発信場所と思しき森に到着し、明るくなり始めた樹上に4頭のホエザルを確認した。この時の構成は、オトナオス (α -adult male, 図6)、オトナメス2頭、片方のメスの背にあかんぼう1頭 (性別不明) で、合計4頭であった。メスがしきりに一点の先に向かって吠え、時々 α -male がウホッ・ウホッと威嚇的な音声を出していた。この小集団の周りには他のサル動きは認められず、この時にはこれが小さな群れであるのか、もっと大きな群れの一部なのかを判断することは出来なかった。

この群れの全貌が掴めたのは、さらに4時間後のことで、9時42からおよそ15分間の観察と写真撮影をすることが出来た。最初に群れに遭遇してから4時間にわたって群れは全く動かずに未明の、あるいは昨夜の howling 以降、ずっと同じ位置にいたものと推測された。その場での採食なしに群れは急に移動をはじめ、そのおかげで私は群れの全個体を確認することが可能となった。群れの最初に



図6 Tikal-1群の α -adult male

霊長類の社会構造における多様性が意味すること

動きを始めたのはオトナメスであった。その次に α -male, 続いて若いメス, あかんぼう (メス) を背中に背負ったオトナメス, さらにもう1頭のオトナメスとそれに続いて一人で移動するあかんぼう (オス), 最後に若いオス (性成熟に達しているかどうかは不明) という順序であった。この群れは総計8頭で, オトナオスが1頭, オトナメスが3頭, 若いオスが1頭, 若いメスが1頭, あかんぼうが2頭 (オスとメス) という構成であることが確認された。また, 2頭のあかんぼうのうちの1頭は母親を離れて一人で移動することが出来たが, 樹幹を超える際には母親が先の枝をつかんでその背中を通してやるといういわゆるブリッジ行動が観察された。なお, この前後には同じルートもしくは近傍を動いたホエザルは1頭もいなかった。移動の様子を不鮮明ながら写真に収めることが出来たので事例として図7に提示する。

群れの個体数が8頭というのはグアテマラクロホエザルとしては標準もしくはやや大きな群れサイズなのではないかと思われる。Estradaたちはメキシコ南部・チアパス Chiapas, Mexico のクロホエザル (彼らはメキシコクロホエザルと命名しているが, 今回私が対象としているグアテマラクロホエザルと同一種である) のセンサス・データを提示している (Estrada et al., 2002a, 2002b) が, 彼らが調査した18群の平均群れサイズは5.94頭である。ついであるが彼らの観察した群れではオトナオスの平均数が1.39頭となっており, オトナメスの頭数も1.83頭であったという。但し, 性・年齢別頭数の群れの偏差が大きく, 種としての平均値を正しく出すことは出来なかったようだ。今回のティカル Tikal-1群の事例は, Estradaらの調査結果と比較すると, グアテマラクロホエザルの群れとしては比較的大きな群れであると考えてよいだろう。また, 中央アメリカを広く調査したHorwich

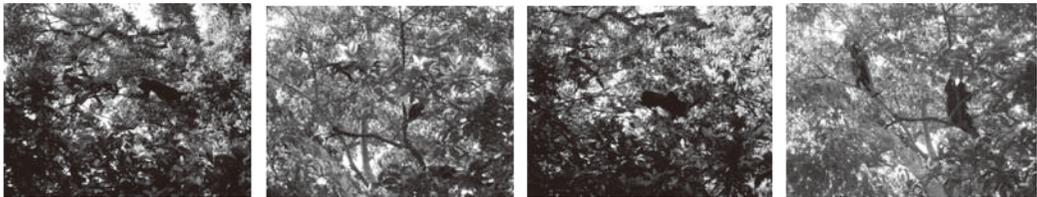


図7 遊動域内の森を移動する Tical-1群の全個体



図8 森林内でホエザルと競合する他の動物たち (左: アカハナグマ; 右: ジェフロイクモザル)

によれば、群れの平均サイズは6.7頭、オトナオスは1.8頭、オトナメスは2.5頭という結果であった (Horowich, 1986)。さらに、Poza-Montuyら (2007) によるメキシコ・バラカン Balancan, Mexicoでの調査では1群が確実に捉えられており、オトナオス3頭、オトナメス2頭、未成熟オス1頭、未成熟メス1頭、あかんぼう2頭 (オス1頭、メス1頭) であったという。残念ながらこの調査では周辺の群れの分布が十分知られていないため、このクロホエザルにしてはオトナオスの頭数が多いことの理由づけが出来ない。Pavelka (2004) らはベリーゼ Belizeでの調査から群れの平均保体数が6.6頭であると推定しているが、群れ間の差は大きく2頭から10頭と分散しているので、平均値に大きな意味を見出すことが出来ない。

さて私の群れTikal-1群はその後もしばしば大声で鳴き交わしていたので、およそ3日間にわたってその位置はつねに捕捉されていた。この群れと鳴き交わしをした群れはおそらく3群で、Tikal-1群を中心に1平方キロ内に合計4群、25頭から35頭程度のホエザルが生息していたのであると考えられる。生息密度に関しては正確な調査事例がまだないのだが、彼らがhowlingを発した位置の多さなどから見て、この推計値はけっして過大ではないように思われる。ちなみにコロンビア・マカレナ調査地でのアカホエザルの生息密度は、まだ私の試算の段階ではあるものの、1平方キロ当たり35頭から45頭程度になると推計されている。

ところでティカル国立公園のホエザルは夜間に頻繁にhowlingをするということで特異的である。これがグアテマラクロホエザル全般の傾向なのか、ティカルで特異的に起こっていることなのかは、他との比較をする以外にはないのだが、howlingの頻度や時間分布などは誰も報告してくれないので、判断することが出来ない。次回に機会があれば、メキシコあるいはベリーゼのホエザルを調査することで、この問題の解答を得たいと思うのである。

そのことと関連して、そもそもホエザルのhowlingという行為が、他のホエザルを吠えるべき対象とするように限定されているのかどうかということも吟味しておかねばなるまい。かつて私は、パナマでマントホエザルの調査に従事していた際に、上空を飛ぶ米軍機に向かってしきりに吠える場面を見ているし、大雨が急に振り出したとたんの一斉にhowlingをしたという事態にも遭遇している。ティカルでもたとえば樹上性の哺乳類に出会った場合などにhowlingをするということもあるのではないだろうか。ティカルの場合であれば、クモザルとオマキザルが考えやすいが彼らは昼行性で夜間に大きく動くことはまれである。夜間でも活動し、かつ採食などをめぐってホエザルと競合関係にあるものといえばハナグマなどが想定される。熱帯森林の中では多くの哺乳類が、あるいは哺乳類に限らないかもしれないが、互いの生態的地位をめぐって競合関係にあるのだといっても良いかもしれない。

今回のグアテマラ調査行で、私はサルを観察することの原点に立ち返りたかった。霊長類を対象とした研究であっても、生態学的に進化過程を見ていこうとするのであれば、サルの世界を含む地域生態構造全体をよく知らねばならないだろう (たとえば、Kimura, 1988)。ここでも「見る」ことの大切さを思い起こすべきだ。残念なことに私たちは今の自然的世界つまり現生物種の生態学的相互関係の総体しか見ようとしなくなっている。いやその総体の一部しか自分のものとして、つまり実感として対象化することが出来ないのである。そういう一員である私が、進化を確かめるということは、それ自体が極めて限定的理解に過ぎないということだ。「見える現在の前にも後にも、またその周り

にも、その現在の可視性に匹敵しうるものは何もないのだ」(Merleau-Ponty, 1964) というのはそういうことだ。そういう世界において、私は進化を実感したいと思う。それはすでに自然科学の領域を超え、分析的科学の態度を失っているのかもしれない。今西錦司が自然科学の対象としてではなく、「自然学」として、さらに言えば『『私』の自然学』として思想的孤立の世界に入っていった気持ちが、今となってようやく理解でき始めたような気がするのである。80歳を超えて今西は彼の学問の締めくくりとして「そもそも進化は歴史であり、科学の対象にはならない」(今西, 1984) といっている。「現象から答えを出すことばかり急ぐより、自然という神秘で大きな世界の原理を捕まえることが大事だ。細分化された現代の科学では、自然の本質は結局つかめない。だから私はいさぎよく自然科学と決別し、科学者を廃業したいと思うのである」と言った彼は、けっして彼の人生をかけて実践してきた科学者としての過去を振り捨てたわけではないと思う。彼の言う「全体自然を改めて見つめなおす」ということは、私にとってもサル学者人生の反省への出発点なのだろう。

7. それでもなお、ホエザル研究の今後

先の論文(2018b)で、私はホエザル社会を下支えするオスザルの一般的傾向として次の諸点を指摘した。

- (1) あかんぼう段階での身体上の性差は大きくない。
- (2) 出生時における出生率の性差が認められたが、これがホエザル属において普遍的であるという確証はない
- (3) 死亡率に性差があるという証拠はない。
- (4) 大半のオスザルは未成熟の段階で生まれた群れを去る。
- (5) オスは乗っ取り takeover によって群れの最優位の(しかも唯一の)オスとなる。
- (6) 最優位の層が何らかの理由で消失した際には、そこに劣位にとどまっていたオスがいる場合に限って、最優位オスとなることがある。
- (7) 群れの中では最優位のオスだけが交尾することができる。
- (8) 最優位のオスの将来はなんら保障されていない。
- (9) どんな状況であってもオトナオスどうしは互いに十分な距離をもって他者と離れて位置している。

このオスザルの生き方の傾向はホエザル属 Genus *Alouatta* のすべての種に共通している。メスたちもそのようなオスの生き方を了解して集団を形成してきたのであろう。そのような全体的傾向の上に、それぞれの種がもつ(種特性としての、あるいは種依存的な)社会的な特性があるのだ。特殊な社会的行為だと考えられていた *Infanticide* (子殺し) が、ホエザル属においても普遍的な事象なのだというのも、ホエザル属が基本的にすべて単雄群であるということと密接に連動しているに違いない。このような傾向が彼らの共通の祖先に見られたのかどうか、今となっては確認する術がないが、進化というものが過去の種の有した特性を前提として成立しているのだとすれば、ホエザルの共通祖先もまた、上記のようなオスの特徴を示していたのではないのだろうか。そして条件が整えば、種分化は

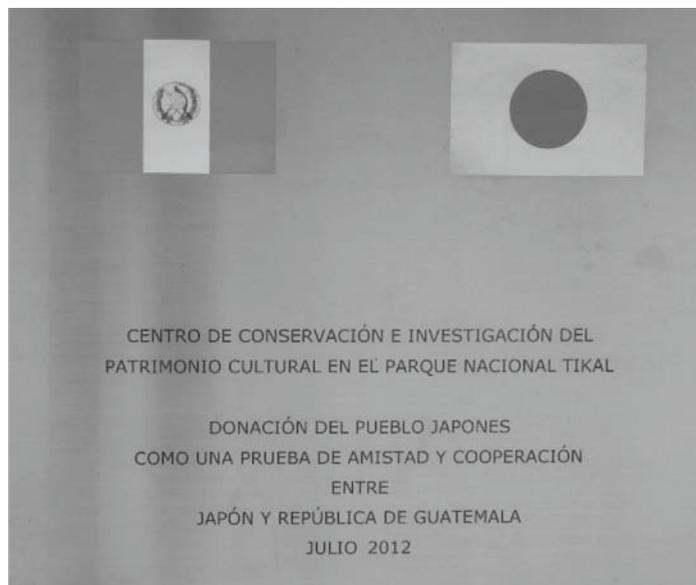


図9 日本（JICA）の支援によって建設され、活動を続けているティカル文化遺産調査研究センター

繰り返すのかも知れない。

霊長類の研究、あるいは生物種の研究は、生物の多様性が保存されているところであれば、どこでも可能である。しかし、私はすでに今西錦司の心境に強く惹かれている。そういう私が最後まで、今西とは違って、科学的であることに拘泥するとすれば、やはり最後まで「見ること」に執着し続けなければならぬ。歴史と文化を学び、蓄積する場は、国際的にも随分と保障されるようになってきた。グアテマラのティカルも日本の文化支援との協働によって文化遺産の保全と調査のためのセンターを建設し、国際的な視野でマヤ文化研究の一つの中心となっている。しかし、考えてみればティカルは文化と自然の複合遺産として世界遺産登録がなされている。このセンターにも自然研究部門があってしかるべきだろう。そこで総合的に科学的な研究が推進されることで、私の小さな希望でもあるホエザルの進化史が解明に向けてさらに進められていくことを強く願って、稿を閉じることとしよう。

文 献

- De Queiroz, A., 2014. *The monkey's Voyage: How Improbable Journeys Shaped the History of Life*. Basic Books, New York. 柴田裕之・林美佐子訳『サルは大西洋を渡った』みすず書房, 2017.
- Baumgarten, A. and G.B. Williamson, 2007. The distributions of howler monkeys (*Alouatta pigra* and *A. Palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates*, 48(4): 310-315.
- Bolin, I., 1981. Male parental behaviour in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates*, 22: 349-360.
- Calixto-Perez, E., et al., 2018. Integrating expert knowledge and ecological niche model to estimate Mexican primates' distribution. *Primates*, 59(5): 451-467.
- Crockett, C.M., 1997. The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats. In: Norconk et al. eds. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection: or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*.
- Davies, N.B., J.R. Krebs and S.A. West, 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Publishing Limited.
- Estrada, A., et al., 2002a. Survey of black howler monkey, *Alouatta pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates*, 43(1): 51-58.
- Estrada, A., et al., 2002b. Population of black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *Am. J. Primatol.*, 58: 45-55.
- Estrada, A., L. Luecke, S. Van Belle, E. Barrueta and M.R. Meda, 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilan, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates*, 45(1): 33-39.
- Gould, S.J., 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W.Norton.
- Groves, C., 2001. *Primates Taxonomy*. Smithsonian Institution.
- Groves, C., 2005. In Wilson, D. E., and Reeder, D. M. (eds), *Mammal Species of the World*, 3rd edition, Johns Hopkins University Press.
- Horwich, R.H., 1983. Species status of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, of Belize. *Primates*, 24: 288-289.
- Horwich, R.H., 1986. Geographical distribution of the black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates*, 27(1): 53-62.
- Horwich, R.H. and K. Gebhand, 1983. Roaring rhythms in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. *Primates*, 24: 290-296.
- 今西錦司, 1984. 『自然学の提唱』講談社.
- Izawa, K., 1997. Stability of the home range of red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 11: 41-46.
- Izawa, K., 1999. Social changes within a group of red howler monkeys, VII. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 13: 15-17.
- Izawa, K., K. Kimura and S. Nieto, 1979. Grouping of the wild spider monkey. *Primates*, 20: 503-512.
- Izawa, K. and M.H. Lozano, 1991. Social changes within a group of red howler monkeys, III. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 5: 15-17.

- Izawa, K. and M.H. Lozano, 1994. Social changes within a group of red howler monkeys, V. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 9: 33-39.
- 木村光伸, 1977. フサオマキザルを追って. モンキー, 153/154: 14-21
- 木村光伸, 1982. ニホンザル研究における諸問題—「関係」概念の成立をめぐる一—. 名古屋学院大学論集, 19(2): 33-50.
- 木村光伸, 1991. 給餌条件下で観察されたフサオマキザルの群間関係. 名古屋学院大学研究年報, 4: 127-136.
- 木村光伸, 1993. マカレナ熱帯季節林の環境構造. 名古屋学院大学研究年報, 6: 241-251.
- 木村光伸, 1994a. マントホエザルの集団構造についての一試論. 名古屋学院大学研究年報, 7: 139-146.
- 木村光伸, 1994b. オマキザル類の社会. 生物科学, 46(2): 89-94.
- 木村光伸, 2005. マカレナの森と7種のサル—熱帯林における霊長類の同所性・歴史性・多様性をめぐって—. 名古屋学院大学論集 人文・自然科学篇, 41(2): 1-20.
- 木村光伸, 2011. *Alouatta pigra*の生態的位置について. 名古屋学院大学研究年報, 24: 25-31.
- 木村光伸, 2012a. コロンビア・マカレナ調査地とアマゾン熱帯林研究. 名古屋学院大学論集, 人文・自然科学篇, 48(2): 107-118.
- 木村光伸, 2012b. フィールドワークにおける国際研究支援活動と危機管理のあり方. 名古屋学院大学研究年報, 25: 41-52.
- 木村光伸, 2018a. 行動の社会化と共同性の発達. 名古屋学院大学論集 人文・自然科学篇, 55(1): 1-14.
- 木村光伸, 2018b. アカホエザル*Alouatta seniculus*の集団構成と社会構造—コロンビア・マカレナ熱帯季節林における長期観察の総括として—. 名古屋学院大学研究年報, 31: 1-18.
- Kimura, K., 1988. Forest utilization for food resources of Japanese monkeys at Koshima islet. *The Nagoya Gakuin Univ. Review (Ser. Humanities and Natural Sciences)*, 25: 25-50.
- Kimura, K., 1989. The local community of wild black-capped capuchins. *Annual Report of the Institute of Industrial Science, Nagoya Gakuin University*, 2: 261-271.
- Kimura, K., 1992. Demographic approach to the social group of wild red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 7: 29-34.
- Kimura, K., 1997. Males' life history and their relations of wild red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 11: 35-40.
- Kimura, K., 1999. Home ranges and inter-group relations among the wild red howler monkeys. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia*, 13: 19-24.
- Kimura, K., A. Nishimura, K. Izawa and C. A. Mejia. 1994. Annual changes of rainfall and temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia*, 9: 1-3.
- Knopff, K.H., et al., 2004. Observed case of infanticide committed by resident male Central American black howler monkey (*Alouatta pigra*). *Am. J. Primatol.*, 63: 239-244.
- Losos, J.B., 2017. *Improbable Destinies: Fate, Chance, and the Future of Evolution*. Riverhead Books. 的場知之(訳) 『生命の歴史は繰り返すのか?』化学同人.
- Mejia, C. A., 1995. *Fauna de la Serranía de La Macarena*. Amazonas Editores y Ediciones Uniandes.
- Merleau-Ponty, 1964. *Le Visible et L'invisible*. Editions Gallimard, Paris. 滝浦静雄・木田元(訳) 『見えるものと見えないもの』みすず書房.
- Milton, K., 1977. The foraging strategy of the howler monkey in the tropical forest of Barro Colorado Island, Panama. Ph D. Dissertation, New York University.

- Milton, K., 1982. Density quality and demographic regulation in a howler monkey population. In: Lei, J.E.G., et al. eds. *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press.
- Nishimura, A., K. Izawa and K. Kimura, 1995. Long-term studies of primates at La Macarena, Colombia. *Primate Conservation*, 16: 7-14.
- Ostro, L.E.T., 2001. Shifts in social structure of black howler (*Alouatta pigra*) groups associated with natural and experimental variation in population density. *Int. J. Primatol.*, 22: 733-748.
- Ostro, L.E.T., 1999. Ranging behavior of translocated and established groups of black howler monkeys *Alouatta pigra* in Belize, Central America. *Biol. Conserv.*, 87: 181-190.
- Pavelka Mary, S.M. and K.K. Houston, 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates*, 45(2): 105-111.
- Pozo-Montuy, G. and J.C. Serio-Silva, 2007. Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancan, Mexico. *Primates*, 48(2): 102-107.
- Rand, A.S., 1964. Ecological distribution in Anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology*, 45: 745-752.
- Rand, A.S., 1967. Ecology and social organization in the Iguanid lizard *Anolis lineatopus*. *Proceeding of the United States National Museum*. 122: 1-79.
- Rand, A.S. and E.E. Williams. 1970. An estimation of redundancy and information content of anole dewlaps. *American Naturalist*. 104: 99-103.
- Rodriguez, J.V., 1993. Desarrollo integrado de Uniandes de conservacio y el papel de los programa nacionales de primatologia. In: Primo Arambulo III, et al. (eds.) *Primates de las Americas*. 241-245.
- Schlichte, H., 1978. A preliminary report on the habitat utilization of a group of howler monkeys (*Alouatta villosa pigra*) in the National Park of Tikal, Guatemala. In: Montgomery, G. G.(ed.) *The Ecology of Arboreal folivores*, Smithsonian Institution.
- Serio-Silva, J.C., et al., 2015. Cascading impacts of anthropogenically driven habitat loss: deforestation, flooding, and possible lead poisoning in howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Primates*, 56(1): 29-35.
- 瀬戸口烈司, 渡辺毅, 近藤四郎, 1981. 南米ザルは偽似ハイボコーンを持っているか. 人類学雑誌, 89: 7-26.
- 瀬戸口烈司, 1983. ホエザルの上顎臼歯の個体異変と臼歯の構造から見た南米ザルの系統. 人類学雑誌, 91: 1-10.
- Smith, J.D., 1970. The systematic status of the black howler monkey, *Alouatta pigra* Lawrence. *J.Mammal.*, 51(2): 359-369.
- Springer, M.S. et al. 2012. Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primates diversification inferred from a species super matrix. *ProS One*, 7: e49521.
- Tricone, F., 2018. Assessment of releases of translocated and rehabilitated Yucatan black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Belize to determine factors influencing survivorship. *Primates*, 59(1): 69-77.
- Universidad Nacional de Colombia, 1989. *La Macarena: Reserva Biologica de la Humanidad, Territorio de Conflictos*. Centro Editorial, Universidad Nacional de Colombia.
- Van Belle, S., et al., 2010. Observed infanticides following a male immigration event in black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico. *Primates*, 51(4): 279-284.
- Vidal-Garcia, F. and J.C. Serio-Silva, 2011. Potential distribution of Mexican primates : rating ex the ecological niche with the maximum entropy algorithm. *Primates*, 52(3): 261-270.
- Vitazkova, S.K. and S.E. Wade, 2012. Free-ranging black howler monkeys, *Alouatta pigra*, in southern Belize are not parasite by *Controrchis Biliophilus*. *Primates*, 53(4): 333-336.
- Yumoto, T., K. Kimura and A. Nishimura, 1999. Estimation of retention time and distances of seed dispersed

by two monkey species, *Alouatta seniculus* and *Lagothrix lagothericha*, in a Colombian forest. *Ecological Research*, 14: 179-191.